*Vestnik zoologii,* **35**(2): 15–22, 2001


УДК 594.381.5

# КОМПЛЕКСНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *LYMNAEA* ПОДРОДОВ *CORVUSIANA* И *STAGNICOLA* (PULMONATA, LYMNAEIDAE)

**А. В. Гарбар**

*Житомирский педагогический университет, ул. Б. Бердичевская 40, Житомир, 10008 Украина*

Получено 22 марта 2001

**Комплексный анализ морфологических признаков представителей рода *Lymnaea* подродов *Corvusiana* и *Stagnicola* (Pulmonata, Lymnaeidae). Гарбар А. В.** — Проведен комплексный анализ конхологических и анатомических характеристик 2 видов подрода *Corvusiana* и 4 видов подрода *Stagnicola*. Показано, что количественные признаки раковины и половой системы имеют ограниченное диагностическое значение на уровне вида и секции. В частности, не выявлено достоверных различий между *L. turricula* Held (sensu Pirogov et Starobogatov, non Jackiewicz) и *L. atra* Schrank — видами, относимыми к разным секциям. Наиболее надежным комплексом признаков для идентификации исследованных видов является соотношение высоты последнего оборота раковины к ее высоте в совокупности с анатомическими характеристиками. Однако и в этом случае морфологические дистанции между некоторыми видами лишь незначительно превышают межпопуляционные. В то же время, подтверждается обособленность *L. vulnerata* Küster, sensu Pirogov et Starobogatov (=*L. occulta* Jackiewicz) от других видов подрода *Stagnicola*.

Ключевые слова: Mollusca, Lymnaeidae, систематика.

**Analysis of Morphological Characters in Representatives of the Genera *Lymnaea* of the Subgeneras *Corvusiana* and *Stagnicola* (Pulmonata, Lymnaeidae). Garbar A. V.** — Complex analysis of the conchologycal and anatomical characteristics of 2 species of the subgenus *Corvusiana* and 4 species of the subgenus *Stagnicola* based on Bonferroni test and discriminant analysis has been done. Quantitative characters of the shell and reproductive system were shown to have limited diagnostic value on the level of species and sections. In particular, no significant differences in the studied characters were found between *L. turricula* Held (sensu Pirogov et Starobogatov, non Jackiewicz) and *L. atra* Schrank — species assigned to different sections. The most reliable combination of characters for identification of the investigated species is the ratio of the height of the last whorl of shell to its height taken together with the anatomic characteristics. However, even in this case morphological distance between some species only slightly exceeded inter-populational distances. At the same time, distinctness of *L. vulnerata* Küster, sensu Pirogov et Starobogatov (=*L. occulta* Jackiewicz) from the other species of *Stagnicola* has been proved.

Key word: Mollusca, Lymnaeidae, taxonomy.

## Введение

В систематике моллюсков конхологический метод широко применяется на различных таксономических уровнях: видовом, подродовом, родовом. Анализ форм на видовом уровне по конхологическим характеристикам может осуществляться в том случае, когда раковины имеют ярко выраженные индивидуальные особенности. К их числу принадлежат форма раковины и устья, характер тангентлинии, скорость нарастания оборотов и др. В случае, если этих признаков недостаточно для идентификации вида, используют абсолютные и относительные размеры раковины. Из признаков половой системы для таксономического анализа имеют значение характеристики копулятивного аппарата, простаты, матки, провагины и сперматеки. Из линейных параметров половой системы наиболее часто используется соотношение длины препуциума и пениального рукава (индекс копулятивного аппарата). Конхолого-анатомические характеристики прудовиковых неоднократно описывались в литературе (Круглов, Старобогатов, 1983, 1984, 1986; Стадниченко, 1995; Jackiewicz, 1998), однако взгляды на таксономическую значимость этих признаков расходятся у различных исследователей. В связи с этим возникает необходимость осуществления комплексного анализа всей совокупности морфологи-

ческих признаков представителей рода с целью выяснения их роли в систематике группы. Для анализа нами использованы представители подродов *Corvusiana* Servain, 1881 и *Stagnicola* Leach, 1830 — наиболее мономорфные по конхологическим характеристикам и довольно однородные (на уровне подрода) по анатомическим особенностям.

**Материал и методы**

Материалом для данной работы послужили собственные сборы автора с территорий Житомирской, Полтавской и Львовской областей Украины (1997–2000 гг). Места сбора моллюсков указаны в таблице 1. Исследованы морфологические характеристики *L. corvus* Gmelin, 1791 и *L. gueretiniana* Servain, 1881 (подрод *Corvusiana*), *L. palustris* (O. F. Müller, 1774) и *L. atra* Schranck, 1803 (подрод *Stagnicola*, секция *Stagnicola* s. str.), *L. turricula* Held, 1836 (sensu Pirogov et Starobogatov, non Jackiewicz) (секция *Fensiana*), *L. vulnerata* Küster, 1862 (sensu Pirogov et Starobogatov, =*L. occulta* Jackiewicz) (секция *Ladislavella*). Предварительное определение видов по конхологическим признакам осуществляли компараторным методом (Старобогатов, Толстикова, 1986). Раковины измеряли по следующим параметрам: высота и ширина раковины, высота завитка, высота последнего оборота раковины, высота и ширина устья. Ширину раковины измеряли по перпендикуляру к ее оси. Определяли также количество оборотов, форму раковины и устья, характер нарастания оборотов и некоторые другие качественные характеристики. Измеряли по 20 раковин каждой популяции.

Для анатомических исследований моллюсков фиксировали 50%-ным этанолом, через сутки его меняли на 70%-ный. Вскрытие проводили под МБС–1 в 70%-ном этаноле. Измеряли длину пениального рукава (ДПР) и препуциума (ДПП), определяли индекс копулятивного аппарата (ИКА=ДПП/ДПР). Обращали внимание на форму проксимального и дистального отделов простаты, форму матки и провагины, размеры резервуара и протока сперматеки, форму ее дистальной части. На тотальных препаратах определяли характер складчатости дистального отдела простаты. Анатомически исследовано по 15 экз. из каждой популяции. Результаты сопоставляли с данными М. Д. Круглова и Я. И. Старобогатова (Kruglov, Starobogatov, 1993) и М. Яцкевич (Jackiewicz, 1998).

Для попарного сравнения индексов раковины и копулятивного апарата использовали тест Бонферрони (ANOVA). Эти же параметры обработаны методом линейного дискриминантного анализа (discriminant analysis; linear discriminant function). Основные количественные и качественные характеристики обработаны методом иерархического кластерного анализа (hierarchical clustering; group average, unweighted pair-group; euclidean; standard deviation) (NCSS 2000 — PASS 2000).

## Результаты и обсуждение

Исследованы характеристики раковины и половой системы 6 видов прудовиков. Основные линейные конхологические параметры и индексы представлены в таблицах 1–2. Размеры и индекс копулятивного аппарата представлены в таблице 3.

Попарное сравнение исследованных популяций и видов (табл. 4) свидетельствует о значительном межпопуляционном полиморфизме конхологических признаков у *L. palustris* и *L. atra*. Так, популяции первого из них достоверно от-

**Таблица 1. Линейные параметры (среднее значение и стандартная ошибка) раковин видов подродов *Corvusiana* и *Stagnicola* (на основании промеров 20 экз. каждой популяции)**

**Table 1. Linear parameters of shells (mean value and standard error) in species of the subgenera *Corvusiana* and *Stagnicola* (on the basis of measurements of 20 specimens from each population)**

| Вид | Популяция | ВР | ВУ | ВЗ | ВПО | ШР | ШУ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ |
| *L. corvus* | Дзержинск (Ж.) | 35,05±0,82 | 16,77±0,31 | 20,20±0,68 | 25,12±0,55 | 13,60±0,35 | 9,30±0,27 |
| *L. gueretiniana* | Житомир | 32,38±1,03 | 17,51±0,36 | 17,84±0,49 | 25,60±0,55 | 14,60±0,27 | 9,21±0.50 |
| *L. palustris*-1 | Полтава | 18,90±0,44 | 17,68±0,53 | 4,30±0,12 | 17,97±0,44 | 16,59±0,48 | 13,06±0,36 |
| *L. palustris*-2 | Перлявка (Ж.) | 17,64±0,48 | 13,76±0,69 | 2,28±0,10 | 16,4±0,45 | 15,01±0,41 | 9,93±0,44 |
| *L. atra*-1 | Лучки (П.) | 16,12±0,44 | 8,17±0,25 | 9,27±0,26 | 12,23±0,31 | 7,04±0,20 | 4,91±0,16 |
| *L. atra*-2 | Олевск (Ж.) | 19,81±0,78 | 5,95±0,25 | 12,68±0,69 | 15,31±0,57 | 9,10±0,38 | 4,97±0,27 |
| *L. turricula*-1 | Каменка-Бугская (Л.) | 15,27±0,36 | 7,41±0,18 | 9,04±0,23 | 11,26±0,27 | 7,12±0,16 | 4,57±0,10 |
| *L. turricula*-2 | Дзержинск (Ж.) | 12,95±0,55 | 5,91±0,27 | 7,83±0,38 | 9,65±0,38 | 5,98±0,17 | 4,24±0,16 |
| *L. vulnerata* | Дзержинск (Ж.) | 16,87±0,28 | 7,94±0,10 | 10,40±0,21 | 12,01±0,30 | 7,35±0,10 | 4,87±0,26 |

Условные обозначения: ВР — высота раковины; ВУ — высота устья; ВЗ — высота завитка; ВПО — высота последнего оборота раковины; ШР — ширина раковины; ШУ — ширина устья; Ж. — Житомирская обл.; П. — Полтавская обл.; Л. — Львовская обл. (ВР — shell height; ВУ — aperture height; ВЗ — apex height; ВПО — height of the last whorl; ШР — shell width (diameter); ШУ — aperture width).

**Таблица 2. Основные индексы раковин (среднее значение и стандартная ошибка) видов подродов *Corvusiana* и *Stagnicola* (на основании промеров 20 экз. каждой популяции)**

**Table 2. The basic indexes of shells (mean value and standard error) in species of the subgenera *Corvusiana* and *Stagnicola* (on the basis of measurements of 20 specimens from each population)**

| Вид | Популяция | ВР/ШР | ВЗ/ВР | ВПО/ВР | ВУ/ШУ | ВУ/ВР |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ |
| *L. corvus* | Дзержинск (Ж.) | 2,57±0,03 | 0,57±0,008 | 0,72±0,007 | 1,82±0,03 | 0,48±0,007 |
| *L. gueretiniana* | Житомир | 2,22±0,05 | 0,56±0,02 | 0,80±0,02 | 2,54±0,72 | 0,54±0,02 |
| *L. palustris*-1 | Полтава | 2,53±0,03 | 0,61±0,005 | 0,71±0,007 | 1,68±0,03 | 0,47±0,006 |
| *L. palustris*-2 | Перлявка (Ж.) | 2,07±0,10 | 1,02±0,29 | 0,7±0,007 | 1,62±0,009 | 0,47±0,007 |
| *L. atra*-1 | Лучки (П.) | 2,29±0,02 | 0,57±0,006 | 0,76±0,005 | 1,67±0,03 | 0,51±0,006 |
| *L. atra*-2 | Олевск (Ж.) | 2,18±0,02 | 0,63±0,01 | 0,77±0,008 | 1,22±0,03 | 0,30±0,006 |
| *L. turricula*-1 | Каменка-Бугская (Л.) | 2,15±0,03 | 0,59±0,005 | 0,74±0,006 | 1,62±0,02 | 0,48±0,005 |
| *L. turricula*-2 | Дзержинск (Ж.) | 2,15±0,04 | 0,60±0,07 | 0,75±0,006 | 1,38±0,02 | 0,45±0,005 |
| *L. vulnerata* | Дзержинск (Ж.) | 2,29±0,02 | 0,62±0,004 | 0,71±0,015 | 2,25±0,68 | 0,47±0,005 |

Условные обозначения: Обозначения те же, что в таблице 1 (Abbreviations as in the table 1).

**Таблица 3. Линейные параметры и индекс копулятивного аппарата (среднее значение и стандартная ошибка) видов подродов *Corvusiana* и *Stagnicola* (на основании промеров 15 экз. каждой популяции)**

**Table 3. Linear parameters and ratio of the penis sheath length to the preputium length (mean value and standard error) in species of the subgenera *Corvusiana* and *Stagnicola* (on the basis of measurements of 15 specimens from each population)**

| Вид | Популяция | ДПР | ДПП | ИКА |
|---|---|---|---|---|
| | | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ | $\overline{X} \pm m\overline{x}$ |
| *L. corvus* | Дзержинск (Ж.) | 1,74±0,24 | 5,51±0,54 | 3,19±0,29 |
| *L. gueretiniana* | Житомир | 1,89±0,16 | 5,18±0,55 | 2,74±0,19 |
| *L. palustris*-1 | Полтава | 4,19±0,67 | 2,99±0,36 | 0,72±0,06 |
| *L. palustris*-2 | Перлявка (Ж.) | 4,91±0,84 | 3,82±0,79 | 0,77±0,05 |
| *L. atra*-1 | Лучки (П.) | 2,95±0,38 | 2,82±0,41 | 0,95±0,05 |
| *L. atra*-2 | Олевск (Ж.) | 5,15±0,86 | 4,71±0,89 | 0,91±0,04 |
| *L. turricula*-1 | Каменка-Бугская (Л.) | 2,16±0,21 | 2,15±0,19 | 0,99±0,03 |
| *L. turricula*-2 | Дзержинск (Ж.) | 2,03±0,29 | 2,03±0,30 | 1,00±0,02 |
| *L. vulnerata* | Дзержинск (Ж.) | 3,44±0,20 | 3,49±0,18 | 1,01±0,02 |

Условные обозначения: ДПР — длина пениального рукава; ДПП — длина препуциума; ИКА — индекс копулятивного аппарата (ДПР — length of penis sheath; ДПП — length of preputium; ИКА — ratio of the first two parametres).

личаются по соотношениям высоты и ширины раковины, высоты завитка и высоты раковины, а популяции второго — по высоте завитка и раковины, по высоте устья и раковины. Исследованные популяции *L. turricula* характеризуются значительной стабильностью конхологических признаков, достоверных отличий между ними не обнаружено.

При межвидовых сравнениях различия по тем или иным индексам часто затрагивают лишь отдельные популяции. Поэтому достоверными межвидовыми различиями следует считать те, которые наблюдаются во всех сравниваемых популяциях. В соответствии с этим критерием, для 2 видов подрода *Stagnicola* — *L. palustris* и *L. atra* лишь один индекс (отношение высоты последнего оборота к высоте раковины) является диагностическим признаком (табл. 4), для других пар видов этого подрода диагностических признаков раковины вообще не выявлено. Даже виды разных подродов (*Corvusiana* и *Stagnicola*) зачастую различаются лишь по одному из исследованных индексов, а для пары *L. gueretiniana* — *L. atra* достоверных конхологических различий не обнаружено. Таким образом, диагностическое значение метрических признаков раковины в исследованной группе ограничено.

Дискриминантный анализ всей совокупности индексов раковины (табл. 5, рис. 2) свидетельствует о невысокой надежности этих признаков для идентифи-

**Таблица 4. Достоверные отличия между видами *Corvusiana* и *Stagnicola* по исследованным индексам (ANOVA, Bonferroni Test, All Pairs)**

**Table 4. Significant differences between the species of *Corvusiana* and *Stagnicola* in values of the studied indexes (ANOVA, Bonferroni Test, All Pairs)**

| Вид | № | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Индексы | | | | | | | | |
| *L. corvus* | 1 | | 1, 3, 4, 6 | 2, 6 | 1, 2, 6 | 1, 6 | 1, 2, 3, 4, 6 | 1, 6 | 1, 6 | 1, 2, 6 |
| *L. gueretiniana* | 2 | 1, 3, 4, 6 | | 1, 2, 3, 4, 6 | 2, 3, 4, 6 | 6 | 2, 4, 5, 6 | 3, 4, 6 | 3, 4, 5, 6 | 2, 3, 4, 6 |
| *L. palustris*-1 | 3 | 2, 6 | 1, 2, 3, 4, 6 | | 1, 2 | 1, 2, 3, 6 | 1, 3, 4 | 1, 6 | 1, 6 | 1, 6 |
| *L. palustris*-2 | 4 | 1, 2, 6 | 2, 4, 6 | 1, 2 | | 2, 3 | 2, 3, 4 | 2, 3, 6 | 2, 3, 6 | 2, 6 |
| *L. atra*-1 | 5 | 1, 6 | 6 | 1, 2, 3, 6 | 2, 3 | | 2, 4 | 1 | 1 | 2, 3 |
| *L. atra-2* | 6 | 1, 2, 3, 4, 6 | 2, 4, 5, 6 | 1, 3, 4 | 2, 3, 4 | 2, 4 | | 2, 4 | 4 | 3, 4 |
| *L. turricula*-1 | 7 | 1, 6 | 3, 4, 6 | 1, 6 | 2, 6 | 1 | 2, 4 | | | 1 |
| *L. turricula*-2 | 8 | 1, 6 | 2, 3, 4, 5, 6 | 1, 6 | 2, 3, 6 | 1 | 4 | | | 1 |
| *L. vulnerata* | 9 | 1, 2, 6 | 2, 3, 4, 6 | 1, 6 | 2, 6 | 2, 3 | 3, 4 | 1 | 1 | |

Условные обозначения: 1 — ВР/ШР; 2 — ВЗ/ВР; 3 — ВПО/ВР; 4 — ВУ/ВР; 5 — ВУ/ШУ; 6 — ИКА.

**Таблица 5. Матрица классификации по индексам раковины**

**Table 5. Matrix of classification by the indexes of shell**

| Вид | № | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *L. gueretiniana* | 1 | 13 | 2 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 65 |
| *L. corvus* | 2 | 1 | 14 | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 70 |
| *L. palustris*-1 | 3 | 0 | 2 | 15 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 75 |
| *L. palustris*-2 | 4 | 0 | 0 | 0 | 19 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 95 |
| *L. atra*-1 | 5 | 5 | 2 | 1 | 0 | 8 | 0 | 3 | 1 | 0 | 40 |
| *L. atra*-2 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | 100 |
| *L. turricula*-1 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 11 | 1 | 6 | 55 |
| *L. turricula*-2 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14 | 6 | 70 |
| *L. vulnerata* | 9 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 4 | 0 | 12 | 60 |
| Количество экз. | | 19 | 20 | 21 | 19 | 22 | 20 | 18 | 17 | 24 | 70 |

Примечание. Ряды: наблюдаемые классификации; колонки: предсказанные классификации (Discriminant analysis; linear discriminant function) (rows: observable classifications; columns: by the predicted classifications).

кации ряда исследованных видов. В то же время, хорошо обособленными оказались отдельные популяции *L. atra* и *L. palustris.*

Иерархический кластерный анализ индексов раковины (рис. 3, *А*) показал, что межпопуляционные дистанции *L. atra* и *L. palustris* превышают межвидовые. Таким образом, внутривидовая изменчивость признаков раковины может превышать межвидовую. Это еще раз показывает невозможность достоверного разграничения рассмотренных видов на основании только конхологических признаков.

**Таблица 6. Матрица классификации по индексу копулятивного аппарата**

**Table 6. Matrix of classification by the ratio of the penis sheath length to the preputium length**

| Вид | № | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *L. gueretiniana* | 1 | 13 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 86,66 |
| *L. corvus* | 2 | 3 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 80,00 |
| *L. palustris*-1 | 3 | 0 | 0 | 11 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 73,33 |
| *L. palustris*-2 | 4 | 0 | 0 | 3 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 80,00 |
| *L. atra*-1 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 5 | 2 | 0 | 1 | 46,66 |
| *L. atra*-2 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 11 | 1 | 0 | 0 | 73,33 |
| *L. turricula*-1 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 6 | 1 | 5 | 40,00 |
| *L. turricula*-2 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 9 | 1 | 4 | 6,66 |
| *L. vulnerata* | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 2 | 6 | 40,00 |
| Количество экз. | | 16 | 14 | 14 | 16 | 14 | 16 | 25 | 4 | 16 | 58,51 |

Примечание. Ряды: наблюдаемые классификации; колонки: предсказанные классификации (Discriminant analysis; linear discriminant function) (rows: observable classifications; columns: of the predicted classifications).

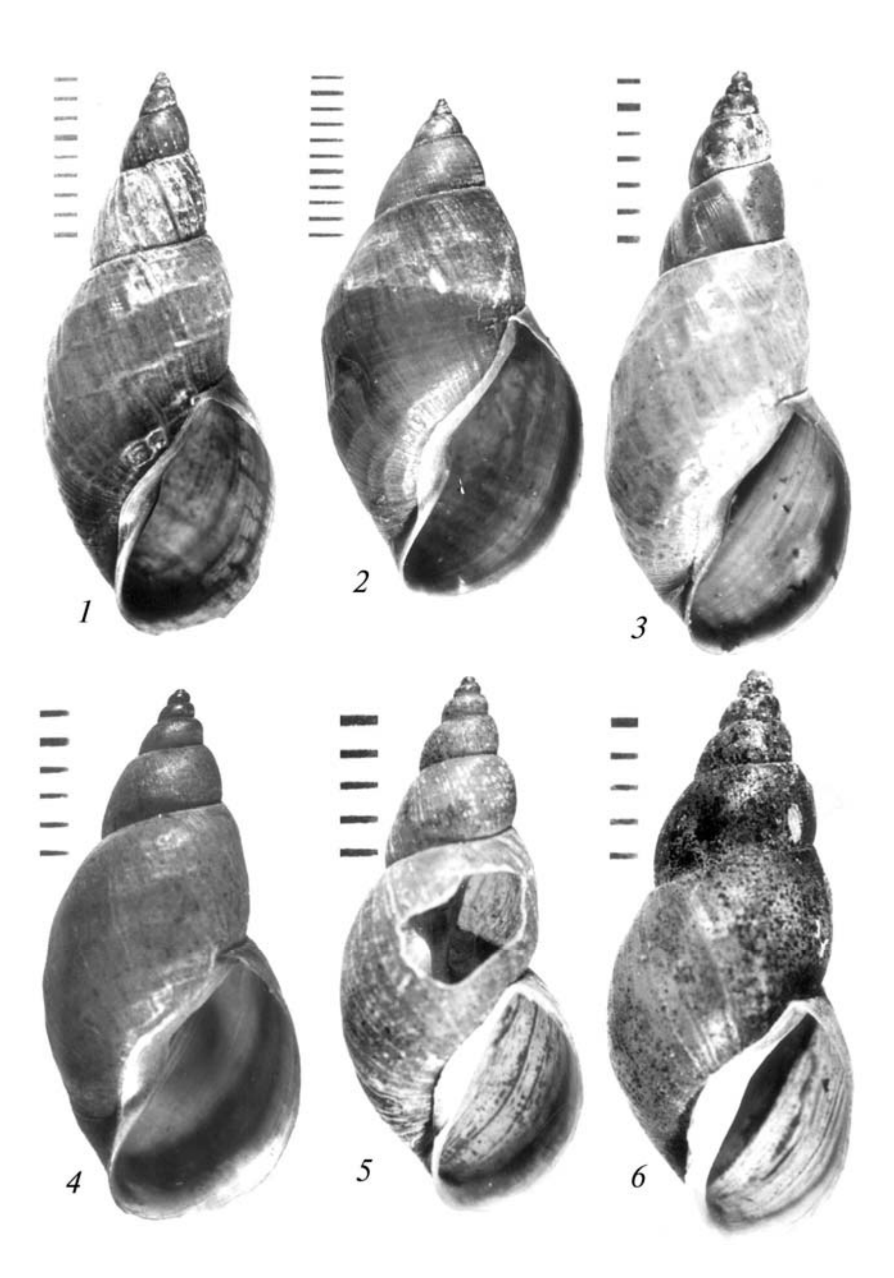



Рис. 1. Раковины: *1 — L. corvus*; *2 — L. gueretiniana*; *3 — L. palustris*; *4 — L. atra*; *5 — L. turricula*; *6 — L. vulnerata*.

Fig. 1. Shells: *1 — L. corvus*; *2 — L. gueretiniana*; *3 — L. palustris*; *4 — L. atra*; *5 — L. turricula*; *6 — L. vulnerata*.

В результате попарного сравнения видов и популяций по значениям индекса копулятивного аппарата (табл. 4) обнаружены достоверные отличия *L. corvus* и *L. gueretiniana* как между собой, так и по сравнению с видами подрода *Stagnicola*. Среди представителей последнего по этому параметру достоверно различаются *L. palustris* и *L. turricula*. Другие виды подрода весьма сходны по этому признаку. При сравнении видов разных подродов различия всегда достоверны. Результаты дискриминантного анализа значений индекса копулятивного апарата (табл. 6) подтверждают его диагностическое значение на уровне подродов (подродовая принадлежность подтверждается в 100% случаев), а также показывают его достаточно высокую надежность для разграничения 2 видов подрода

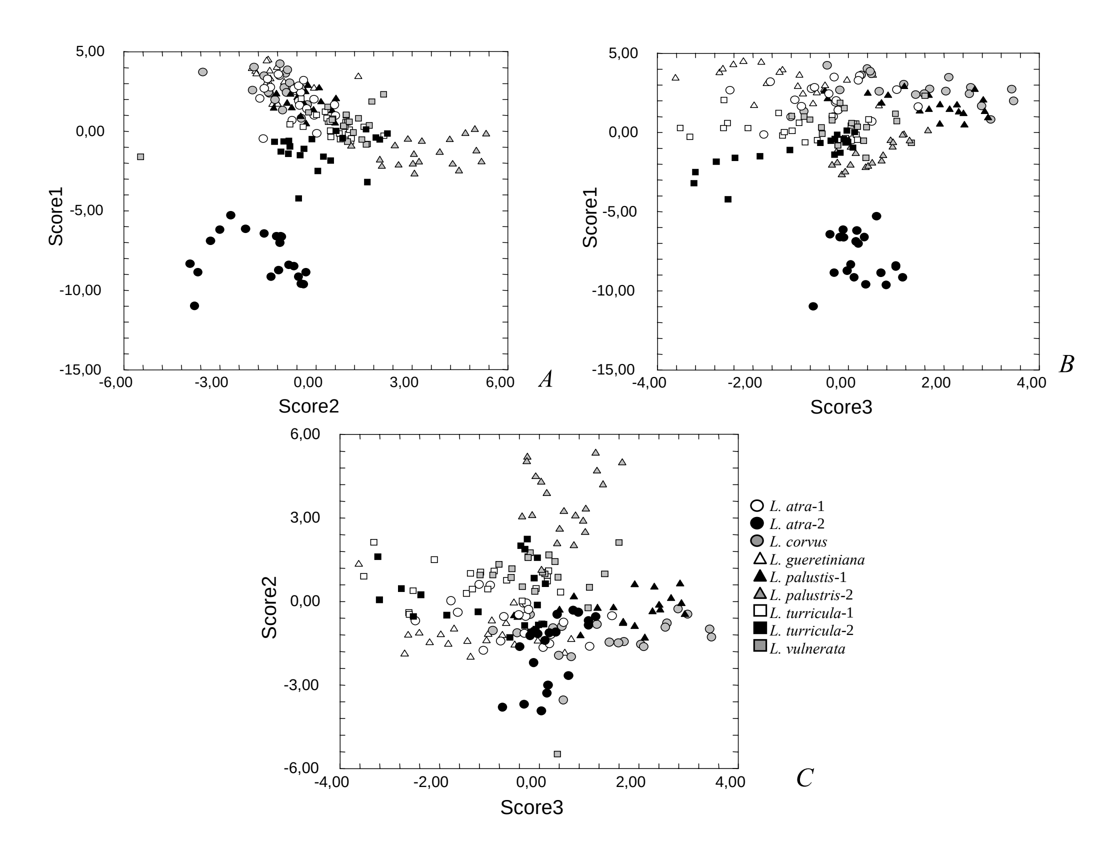



Рис. 2. Распределение исследованных экземпляров (Discriminant analysis; linear discriminant function) по индексам раковины.

Fig. 2. Distribution of the investigated specimens (Discriminant analysis; linear discriminant function) by indexes of a shell.

*Corvusiana* и отделения *L. palustris* от других видов *Stagnicola*. В то же время, 2 популяции *L. palustris* также оказались достаточно обособленными (табл. 6).

Для кластерного анализа кроме средних значений индекса копулятивного аппарата нами использованы и другие параметры половой системы. Для этого произведено их кодирование:

1 — проксимальная часть простаты (1 — расширеная вблизи квадривия; 2 — не расширенная);

2 — дистальная часть простаты (1 — узкая; 2 — широкая);

3 — складка в проксимальной части простаты (1 — присутствует; 0 — отсутствует);

4 — число и характер складок в дистальном отделе простаты (1 — одна; 2 — несколько);

5 — фиксаторное утолщение пениса (1 — имеется; 0 — отсутствует);

6 — матка (1 — удлиненная; 2 — овальная);

7 — провагина (1 — короче матки; 2 — длиннее матки);

8 — воронковидное утолщение дистального конца протоки сперматеки (1 — имеется; 0 — отсутствует).

В таблице 7 представлены основные характеристики половой системы исследованных видов, в соответствии с вышеуказанным списком. В результате кластерного анализа совокупности признаков половой системы (рис. 3, *B*) установлено, что эти признаки позволяют надежно разграничить подроды *Corvusiana* и *Stagnicola*. На видовом уровне они позволяют отличить *L. gueretiniana* от *L.*

**Таблица 7. Характеристики половой системы, использованные для кластерного анализа**
**Table 7. Characteristics of the reproductive system used for clustering analysis**

| Вид | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *L. corvus* | 2 | 2 | 1 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 |
| *L. gueretiniana* | 2 | 2 | 1 | 3 | 1 | 2 | 2 | 1 |
| *L. palustris* | 1 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 |
| *L. atra* | 1 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 |
| *L. turricula* | 1 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 |
| *L. vulnerata* | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 |

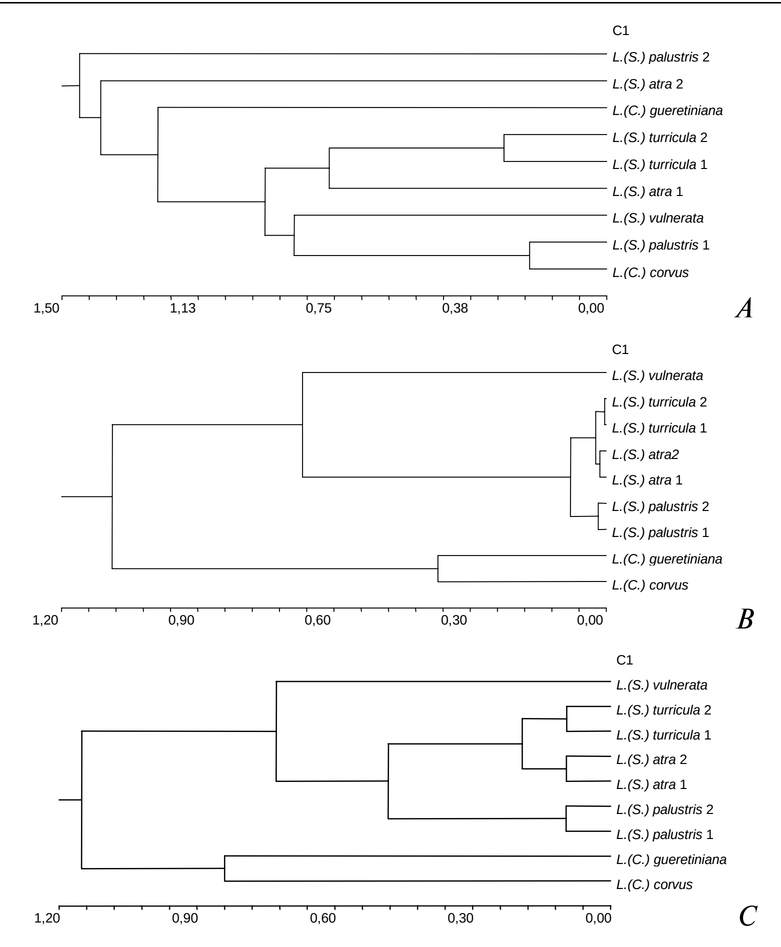



Рис. 3. Дендрограммы сходства (Hierarchical clustering; group average, unweighted pair-group; euclidean; standard deviation), построенные на основании: *A* — индексов раковины; *B* — характеристик половой системы; *C* — совокупности характеристик половой системы и соотношения высоты последнего оборота раковины к ее высоте.

Fig. 3. Dendrograms of similarity (Hierarchical clustering; group average, unweighted pair-group; euclidean; standard deviation) constructed on the basis of: *A* — indexes of shell; *B* — characteristics of reproductive system; *C* — set of characteristics of reproductive system and ratio of height of the last whorl to shell height.

*corvus* и *L. vulnerata* от других видов *Stagnicola*. Последние образуют весьма однородную группу.

В связи с невозможностью точной идентификации некоторых видов на основании отдельно взятых анатомических и конхологических характеристик, возникает необходимость их комплексного использования. С этой целью признаки половой системы проанализированы нами методом кластерного анализа в совокупности с отдельными индексами раковины. Это позволило установить, что

использование соотношения высоты последнего оборота раковины к ее высоте в совокупности с анатомическими характеристиками является наиболее надежным комплексом признаков для идентификации исследованных видов (рис. 3, *C*). Обращает на себя внимание большая дистанция между *L. vulnerata* (секция *Ladislavella*) и другими видами подрода *Stagnicola*. В тоже время, *L. atra* (секция *Stagnicola* s. str.) оказался более близким к *L. turricula* (секция *Fenziana*), чем к другому виду секции *Stagnicola* s. str. Дистанция между двумя упомянутыми видами лишь незначительно превышает межпопуляционную. Таким образом, классификация по исследованным нами признакам в некторых аспектах не соответствует существующему делению подродов на секции.

## Заключение

В результате анализа конхологических индексов 2 видов подрода *Corvusiana* и 4 видов подрода *Stagnicola* установлено, что отдельно взятые количественные конхологические признаки имеют ограниченное диагностическое значение в этих группах вследствие значительной межпопуляционной изменчивости. Сравнительно-морфологический анализ строения половой системы свидетельствует о возможности использования ряда ее особенностей в практической систематике преимущественно на подродовом уровне. Применение данной группы признаков на видовом уровне усложняется их значительной мономорфностью в пределах одного подрода.

Комплексный анализ конхолого-анатомических характеристик позволил установить, что наиболее надежным комплексом признаков для идентификации исследованных видов является соотношение высоты последнего оборота раковины к ее высоте в совокупности с анатомическими характеристиками. Однако и в этом случае отмечен ряд расхождений с принятой в современной отечественной литературе (Круглов, Старобогатов, 1984, 1986; Kruglov, Starobogatov, 1993) классификацией группы.

*Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И.* К морфологии и систематике европейских представителей подрода Peregriana рода Lymnaea (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн. — 1983. — **62**, № 10. — С. 1462–1473.

*Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И.* Особенности морфологии и систематики моллюсков подрода Corvusiana рода Lymnaea (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) // Бюлл. МОИП. — 1984. — **89**, № 2. — С. 58–70.

*Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И.* Моллюски подрода Stagnicola рода Lymnaea фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata) // Бюлл. МОИП. — 1986. — **91**, № 2. — С. 59–72.

*Стадниченко А. П.* Прудовиковые и чашечковые Украины / Житомир. гос. пед. ин-т. — Житомир, 1995. — 123 с. — Деп. в ДНТБ Украины 04.09.95, № 2048-Ук 95.

*Старобогатов Я. И., Толстикова Н. В.* Палеонтологические исследования // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. — Л. : Наука, 1986. — С. 156–165.

*Jaskiewicz M.* European species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Basommatophora) // Genus. — 1998. — **9**, N 1. — 93 p.

*Kruglov N. D., Starobogatov Y. I.* Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) of Palaearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 // Ruthenica. — 1993. — **3**, N 1. — P. 65–92.